資 料

ミーティングレポート：日本産イシサンゴ類の 有性生殖について語ろう

広瀬慎美子^{1,*}・目崎拓真²・野澤洋耕³・磯村尚子⁴

¹ 琉球大学大学院理工学研究科 〒903-0213 沖縄県中頭郡西原町千原 1

² 財団法人黒潮生物研究財団黒潮生物研究所 〒788-0333 高知県幡多郡大月町西泊 560-イ

³ 中央研究院生物多様性研究中心 〒115 台北市南港區研究院路二段 128 號

⁴ 沖縄工業高等専門学校生物資源工学科 〒905-2192 沖縄県名護市辺野古 905

はじめに

イシサンゴ類の生殖（繁殖）に関する研究は 1790 年に Cavolini が地中海に生息する *Astroides* のプラヌラ幼生を見たのが最も古い報告であり、1900 年代初頭までは「全てのサンゴは胎生（viviparous）である」と考えられていた（Harrison and Wallace 1990）。しかし、周年採集による生殖サイクルの調査や潜水器機の性能の向上により放卵放精型サンゴ種の報告も増加し（Harrison and Wallace 1990; Richmond 1997）、Harrison et al. (1984) によりオーストラリア・グレートバリアリーフにおけるサンゴの一斉産卵（mass spawning）がサイエンスに発表されて以来、現在では「サンゴは初夏の満月の夜に一斉産卵する動物である」という定説が広く認知されている。日本においても、慶良間諸島阿嘉島（Hyashibara et al. 1993; 下池 1999, 2001）、沖縄島北部に位置する瀬底島（e.g. Heyward et al. 1987; Kinzie 1993; Loya et al. 2009）、熊本県天草（Nozawa et al. 2006）、高知県大月町（目崎ら 2007）などでサンゴの一斉産卵に関する網羅的な調査や、プラヌラ保育型種の繁殖期に関する研究が行われ（e.g. Sakai 1997; Permata et al. 2000; Isomura and Nishihira 2001; Harii et al. 2001; 山里ら 2008）、日本産イシサンゴ類約 410 種のうち、およそ 130 種については有性生殖に関する情報が得られている。

*連絡著者

E-mail: mhirore@zenno.jp

担当編集者：山野博哉（編集委員長）

サンゴの生殖に関する研究は継続的な調査を行う為の時間と体力が要求される上に、産卵を目撃できる機会が限られていることから、最近ではサンゴ礁研究の中では流行らない分野である。日本サンゴ礁学会第 12 回大会（2009 年 11 月 27-29 日沖縄県本部町）の自由集会では、この泥臭く、古典的なテーマに取り組んでいる人々で最近の研究成果について情報交換をしつつ野外調査の醍醐味を伝えたいと考え、次の 4 つの話題を提供した。

提供された話題

高知県大月町西泊地先の造礁サンゴの産卵パターンについて（目崎拓真）

私の所属する黒潮生物研究所では、研究所設立準備を行っていた 1997 年から野外で放出された配偶子を用いて、造礁サンゴの種苗生産技術の開発に取り組んできた（林・岩瀬 2010）。種苗生産において配偶子の獲得に必要な産卵パターンの情報は重要であるが、研究所完成以前の高知県では、大月町尻貝（32°46'N, 132°42'E）において 1993 年 8 月の満月から 10 日後の小潮に Faviidae（キクメイシ科）10 種と *Montipora*（コモンサンゴ属）2 種の産卵が海中で観察されている（van Woesik 1995）のみで、ほとんど造礁サンゴの産卵についての情報がなかった。

高知県大月町西泊（32°46'N, 132°44'E）に研究所が完成後の 2002 年より研究所地先の海域で、種苗生産の配偶子獲得のためにミドリイシ類（*Acropo-*

ra)を中心とした造礁サンゴの産卵パターンの研究が始まった。2004年まではミドリイシ類の造礁サンゴを中心に観察を行い、2005年以降はミドリイシ類の配偶子獲得の目的だけではなく、個々の種の産卵情報を蓄積するため、調査範囲内に生息するすべての造礁サンゴを対象として産卵の時期、時刻、卵塊放出パターンなどの記録を始め、2009年現在も観察は継続中である。調査は6月中旬頃から9月上旬頃までの毎日19時半頃から23時頃までの1時間~2時間程度スキューバを用いて直接観察する方法で行い、大雨や少々の波でも造礁サンゴは産卵するため、台風の時化にでもならない限り観察を行った。

野外での観察にこだわり続け、チョウチョウオに配偶子放出直前の造礁サンゴを教えてもらいながら、これまでに多くの産卵情報を蓄積してきた(目崎ら2007)。深見・野村(2009)では、和歌山県串本でタカクキクメイシ *Montastraea valenciennesi* (Milne Edwards and Haime, 1848)に隠蔽種があることが報告され、その2つの型には生殖的な隔離があることが強く示唆されると同時に、卵の色やバンドルの形状が違うことが報告されている。このことから、卵の色やバンドルの形状などの産卵情報も隠蔽種の存在を示す有効な情報になると考えられる。野外で多くの造礁サンゴを観察していると、同種とされている中に様々な形態を含んでいる種がある。それらが本当に同種であるかを形態のみで判断することは難しく、産卵時期、時刻、卵の色、バンドルの形状など複合的な産卵情報を蓄積することで、隠蔽種の発見に繋がると考えている。実際の観察の中で、深見・野村(2009)のような隠蔽種の可能性がある例をいくつかの種で確認することができる。その中には初めから形態の違いのある種に狙いをつけて観察し発見したものがあるが、多くの場合は予想していなかった偶然の発見であった。このような偶然の発見が野外調査の楽しみであり、今後は西泊の産卵パターンを明らかにする中で高緯度サンゴ群集の多様性に繋がる隠蔽種の存在を報告したいと考えている。

いまだ、ミドリイシの生殖を考える：野澤洋耕

ミドリイシ属(以下、ミドリイシ)は浅海域において最もよく見られるサンゴのグループであり、サンゴの繁殖生態に関する研究が盛んになった1980

年代から現在にかけて多くの観察・報告が行われてきた。その結果、昔からよく研究に用いられてきたハナヤサイサンゴ科のサンゴと並び、今日では繁殖生態が最も分かっているサンゴの1グループである。しかしながら、ミドリイシの繁殖生態には更なる秘密が隠されているようだ。本ミーティングでは、最近の知見を引用しつつ、分かってきたミドリイシのユニークな繁殖生態について3つの話題を提供した。

産卵のタイミング 近年、フィールドにおけるサンゴの産卵生態についてより詳しい観察データが蓄積されるようになり(e.g. Hayashibara et al. 1993; Nozawa et al. 2006; 目崎ら2007)、ミドリイシでは他のサンゴ種に比べ産卵日のばらつきが大きいことが分かってきた。沖縄以北の海域で見ると、ミドリイシ以外の多くのサンゴでは毎年下弦の月前後に集中して産卵するのに対し、(1)ミドリイシの多くは満月から下弦の月後までの比較的長い期間に亘って異なる種が(または同種内の異群体が)ばらばらと産卵し、また、(2)産卵日(月齢)が毎年多少異なるという傾向が見られた。これは、ミドリイシが他のサンゴ種と同様に、主に月齢周期に合わせて産卵を行いながらも、他の環境などの要因に応じて産卵日を調整している可能性を示唆している。体外受精を行う生物にとって、異なる親間で放卵放性のタイミングを合わせることは大変重要である。もしミドリイシが他の多くのサンゴ種とは異なる産卵メカニズムを持っているとするならば、産卵日を決定する他の要因とは何か、結果として産卵成功率は上がっているのかなど、興味の種は尽きない。

幼生の大きさと生存率 ミドリイシの卵はサンゴの中でも比較的大きいことが知られており(e.g. 直径0.6mm以上; cf. Wallace 1985)、その卵から発生する幼生も大きい。しかしながら、その大きさにも関わらず、ミドリイシ幼生の生存期間はより小さな他のサンゴの幼生に比べて短いことが分かってきた。観察されたミドリイシの幼生の半数以上が約3週間以内に死んでしまうのに対して、より小さなその他のサンゴ種の幼生では半数以上が3か月近くも生きるものもあった(Baird 2001; Nozawa and Harrison 2008; Graham et al. 2008)。一般に、サンゴの幼生は脂質や炭水化物などの栄養の塊と考えられ、大きなミドリイシの幼生がより小さな他のサンゴ種の幼生より短命であることは驚きである。幼生の大きさ

が幼生の生存期間と無関係であるとするならば、なぜミドリイシはよりコストのかかる大きな幼生を作るのだろうか？他の海洋無脊椎動物についての研究では、より大きな幼生は着底後のパフォーマンス（成長、競争、生存）が良いという報告がある（Marshall and Keough 2008）。現在私は、ミドリイシが大きな幼生を作る理由もそこにあるのではないかと考えている。

繁殖へのエネルギー投資量 Hall and Hughes (1996) はサンゴ種間の卵や精子の生産量について分析し、サンゴの繁殖戦略について議論した数少ない論文の一つである。この論文中的数据を基に、卵と精子の総生産量を計算してみると、論文にある雌雄同体のキクメイシ科の1種では1cm²あたりの総配偶子量が約28mm³であるのに対し、同じく雌雄同体のミドリイシ4種では約80-200mm³と、約3-7倍もの配偶子を生産していることが分かる。比較したミドリイシ以外のサンゴが1種と少ないものの、ミドリイシの繁殖へのエネルギー投資量の多さを感じることができる。一般に、ミドリイシは成長も早いと言われていることから、早い成長と多くの配偶子生産というエネルギー回転の速いミドリイシ特有の戦略（ハナヤサイサンゴ科のサンゴも同様の戦略であると思われる）は、より回転の遅い他のサンゴ種の戦略と比べて、どのようなプラス/マイナス面があるのだろうか…。

今回取り上げたミドリイシは、近年、地球温暖化など環境悪化の影響を受け、最も数を減らしているサンゴの1グループでもある（e.g. Goreau et al. 2000; Marshall and Baird 2000; Loya et al. 2001）。このミドリイシのユニークな繁殖生態がどのような進化生態学的背景から生まれてきたのか、また近い将来起こると予想される更なる地球温暖化などの環境変動へどのように対応していくのか、将来必要になるであろうサンゴの適切な保全・管理策を考える上でも更に研究を進めて行きたいと考えている。

天の邪鬼なサンゴたち～初夏の夜に産まないサンゴのはなし～（広瀬慎美子）

サンゴの産卵といえば初夏の満月の頃、大きく開いた口から放出されたピンクやオレンジの卵塊が月明かりに照らされて水面を目指して海水中を漂う、というイメージが一般的であろう。このような直径数ミリの鮮やかなバンドル（多くの種では直径300-

500μmの卵と精子が多数集まり、塊（＝バンドル）を形成する）を放出する代表格であるミドリイシ（*Acropora*）やキクメイシ（Faviidae）の仲間は繁殖時期や発生過程について良く研究されており、両グループとも日本産の種については約半数で有性生殖の報告がある（Heyward et al. 1987; Hayashibara et al. 1993; 下池 1999; Fukami et al. 2003; Nozawa et al. 2006; 目崎ら 2007）。逆にいえば、Harrison et al. (1984) の「初夏の月夜の晩に一斉産卵」のインパクトがあまりにも強く特定の時期ばかりに調査が集中した為、その時刻に産まないサンゴ種については見過ごされたままになっている。これら見過ごされた種を地道に調査していくことによりステレオタイプなサンゴの産卵のイメージを打ち壊し、「サンゴの生物多様性」の一面を示すことができるだろう。

たとえば、幼生放出型の代表格ともいえるハナヤサイサンゴ（*Pocilloproa damicornis*）と同属のヘラジカハナヤサイサンゴ（*P. eydouxi*）とイボハダハナヤサイサンゴ（*P. verrucosa*）は雌雄同体、放卵・放精型種であるが精子と卵がバンドルを作らず、共生藻を含む卵は沈降性を示す。さらに、ヘラジカハナヤサイサンゴは満月の日の出の頃（午前6:00-7:00）に、イボハダハナヤサイサンゴは新月の日の出の頃に産卵を行う（Kinzie 1993; Hirose et al. 2000）。また、トゲクサビライシ（*Ctenactis echinata*）は深夜1:00-2:00頃産卵し、マルクサビライシ（*Fungia repanda*）は午前5:00頃産卵のピークを迎える（Loya et al. 2009）。このように、サンゴの配偶子放出様式には様々なバリエーションがある。

サンゴの研究といえばスキューバで調査というのも一般的なイメージであると思うが、沖縄のサンゴ礁は裾礁が大部分で一般に水深が浅く礁池（イノー）が発達している。礁池は夏期には水温の上昇や水分の蒸発による塩分濃度の上昇が起こる一方、降雨や河川の流入による塩分の濃度の低下や、赤土の堆積など環境の変化が著しい地形である。また、裾礁では礁原自体が丈夫な基礎の役割を果たし、サンゴ礁海岸の改変は公共事業として導入されやすい。しかし、礁池には生存量は非常に多いが繁殖様式やその生態が分かっていない種が多数見られる。地球温暖化や人間活動に起因する自然環境への影響などから、サンゴ礁は危機的な状況に陥ろうとしている。サンゴ礁域の生物多様性や生態的機能を考えるとき、アクセスも容易で（アウトリーフに比べて）

安全に調査することができる礁池にももっと目を向けるべきではないだろうか。

“破片化>プラヌラ放出”?? : フトエダミドリイシの例から (磯村尚子)

造礁サンゴは, 配偶子を介した有性生殖によって群体数を増やすだけではなく, 無性的にも増殖することができる。その代表的なものとして, 破片化が挙げられる。破片化は, 枝状サンゴ (Highsmith 1982) や一部の塊状サンゴ (Foster et al. 2007) でみられ, 物理的な攪乱により折れた群体の一部が基盤に定着して別群体となる現象である。元の群体と破片化によって生じた新群体は, 遺伝的に同一なクローンである。

今回対象にしたフトエダミドリイシ (*Isopora brueggemanni*) は, 雌雄同体でプラヌラ幼生を放出する (Atoda 1951)。プラヌラ幼生は他家受精と自家受精両方によって生産され, その放出数は非常に少ない (Okubo et al. 2007) 一方, 太い骨格を持っているのにも関わらず, フトエダミドリイシは枝が折れやすく, 生息している場所では多数の折れた枝をみることができる。また, フトエダミドリイシの地域集団は集団間での遺伝的に分化していることが示された (Isomura and Hidaka 2008)。これは, プラヌラによる集団間での遺伝的なやり取りが少ないこと, 各集団での群体数の維持が破片化によってなされているためと考えられた。

破片化はサンゴ自身によってではなく外部攪乱によって生じることから, 無性「生殖」とは言い難い。また, 多くの枝は定着できず死亡することが予想されるため, 元の群体にとっては新しいクローンを増やすメリットよりも, 体の一部を失うデメリットの方が大きいかもしれない。以上の問題点を明らかにするためには, さらに長期の野外観察や実験が必要になるだろう。

謝辞

本自由集会の開催を受け入れていただいた日本サンゴ礁学会第12回大会実行員長, ならびに運営を手伝っていただいた実行委員の方々に感謝申し上げます。また当日集会に足をお運び下さり, 活発な議論を繰り広げていただいた参加者の皆様にも感謝する。

引用文献

- Atoda K (1951) The larva and postlarval development of the reef-building corals. III. *Acropora brueggemanni* (Brook). J Morphol 89: 1-15
- Baird AH (2001) The ecology of coral larvae: settlement patterns, habitat selection and the length of the larval phase. Ph.D. dissertation, James Cook University, Townsville, Australia
- Foster NL, Baums IB, Mumby PJ (2007) Sexual vs. asexual reproduction in an ecosystem engineer: the massive coral *Montastraea annularis*. J Anim Ecol 76: 384-391
- Fukami H, Omori M, Shimoike K, Hayashibara T, Hatta M (2003) Ecological and genetic aspects of reproductive isolation by different spawning times in *Acropora* corals. Mar Biol 142: 679-684
- 深見裕伸・野村恵一 (2009) 和歌山産タカクキクメイシ *Montastraea valenciennesi* (Milne Edwards and Haime, 1848) の隠蔽種の存在. 日本サンゴ礁学会誌 11: 25-31
- Goreau TJ, Hayes RL, McClanahan T (2000) Conservation of coral reefs after the 1998 global bleaching event. Conserv Biol 14: 1-18
- Graham EM, Baird AM, Connolly SR (2008) Survival dynamics of scleractinian coral larvae and implications for dispersal. Coral Reefs 27: 529-539
- Hall VR, Hughes TP (1996) Reproductive strategies of modular organisms: comparative studies of reef-building corals. Ecology 77: 950-963
- Harii S, Omori M, Yamakawa H, Koike Y (2001) Sexual reproduction and larval settlement of the zooxanthellate coral *Alveopora japonica* Eguchi at high latitude. Coral Reefs. 20: 19-23
- Harrison PL, Wallace CC (1990) Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. In: Dubinsky Z (ed) Ecosystems of the world. 25. Coral reefs. Elsevier, Amsterdam, pp 133-107
- Harrison PL, Babcock RC, Bull GD, Oliver JK, Wallace CC, Willis BL (1984) Mass spawning in tropical reef corals. Science 223: 1186-1189
- 林 徹・岩瀬文人 (2010) 四国における人工繁殖によるクシハダミドリイシの成長と成熟について。

- Kuroshio Biosphere 6: 15-26
- Hayashibara T, Shimoike K, Kimura T, Hosaka S, Heyward A, Harrison P, Kudo K, Omori M (1993) Patterns of coral spawning at Akajima Island, Okinawa, Japan. *Mar Ecol Prog Ser* 101: 253-262
- Heyward A, Yamazato K, Yeemin T, Minei M (1987) Sexual reproduction of corals in Okinawa. *Galaxea* 6: 331-343
- Highsmith RC (1982) Reproduction by fragmentation in corals *Mar Ecol Prog Ser* 7: 207-226
- Hirose M, Kinzie III RA, Hidaka M (2000) Early development of zooxanthella-containing eggs of the corals *Pocillopora verrucosa* and *P. eydouxi* with special reference to the distribution of zooxanthellae. *Biol Bull* 199: 68-75
- Isomura N, Nishihira M (2001) Size variation of planulae and its effect on the lifetime of planulae in three pocilloporied corals. *Coral Reefs* 20: 309-315
- Isomura N, Hidaka M (2008) Is gene flow rare in *Isopora brueggemanni*? — Inferences from genetic assignment methods. *The Raffles Bull Zool* (in press)
- Kinzie III RA (1993) Spawning in the reef corals *Pocillopora verrucosa* and *P. eydouxi* at Sesoko Island, Okinawa. *Galaxea* 11: 93-105
- Loya Y, Sakai K, Yamazato K, Nakano Y, Sambali H, van Woesik R (2001) Coral bleaching: the winners and the losers. *Ecol Lett* 4: 122-131
- Loya Y, Sakai K, Heyward A (2009) Reproductive patterns of fungiid corals in Okinawa, Japan. *Galaxea J Coral Reef Stud* 11: 119-129
- Marshall PA, Baird AH (2000) Bleaching of corals on the Great Barrier Reef: differential susceptibilities among taxa. *Coral Reefs* 19: 155-163
- Marshall DJ, Keough MJ (2008) The evolutionary ecology of offspring size in marine invertebrates. *Adv Mar Biol* 53: 1-60
- 目崎拓真・林 徹・岩瀬文人・中地シュウ・野澤洋耕・宮本麻衣・富永基之 (2007) 高知県大月町西泊におけるイシサンゴ類の産卵パターン. *Kuroshio Biosphere* 3: 22-47
- Nozawa Y, Harrison PL (2008) Temporal patterns of larval settlement and survivorship of two broadcast-spawning acroporid corals. *Mar Biol* 155: 347-351
- Nozawa Y, Tokeshi M, Nojima S (2006) Reproduction and recruitment of scleractinian corals in a high-latitude coral community, Amakusa, southwestern Japan. *Mar Biol* 149: 1047-1058
- Okubo N, Isomura N, Motokawa T, Hidaka M (2007) Possible self-fertilization in the brooding coral *Acropora (Isopora) brueggemanni*. *Zool Sci* 24: 277-280
- Permata WD, Kinzie III RA, Hidaka M (2000) Histological studies on the origin of planulae of the coral *Pocillopora damicornis*. *Mar Ecol Prog Ser* 200: 191-200
- Richmond RH (1997) Reproduction and recruitment in corals: Critical links in the persistence of reefs. In: Birkeland C (ed) *Life and death of coral reefs*. Chapman and Hall, New York, pp 175-197
- Sakai K (1997) Gametogenesis, spawning, and planula brooding by the reef coral *Goniastrea aspera* (Scleractinia) in Okinawa, Japan. *Mar Ecol Prog Ser* 151: 67-72
- 下池和幸 (1999) 慶良間列島亜嘉島において新たに確認されたイシサンゴ類の産卵と産卵パターン. *みどりいし* 10: 29-31
- 下池和幸 (2001) 初めて観察されたスジハマサンゴ *Porites mayeri* の放精・放卵と初期発生. *みどりいし* 12: 30-31
- van Woesik R (1995) Coral communities at high latitude are not pseudopopulation: evidence of spawning at 32°N, Japan. *Coral Reefs* 14: 119-120
- Wallace CC (1985) Reproduction, recruitment and fragmentation in nine sympatric species of the coral genus *Acropora*. *Mar Biol* 88: 217-233
- 山里 清・Suwardi E・Sultana S (2008) 高緯度における幼生産出型サンゴの生殖周期. *日本サンゴ礁学会誌* 10: 1-12

Meeting report: Let's talk about sexual reproduction of Japanese hermatypic coral

**Mamiko HIROSE^{1,*}, Takuma MEZAKI², Yoko NOZAWA³,
and Naoko ISOMURA⁴**

¹ Department of Chemistry, Biology and Marine Science, Faculty of Science, University of the Ryukyus, 1 Senbaru, Nishihara, Okinawa 903-0213, Japan

² Biological Institute on Kuroshio, Kuroshio Biological Research Foundation, 560 Nishidomari, Ostuki, Kochi 788-0333, Japan

³ Biodiversity Research Center, Academia Sinica, 128 Academia Road Sec. 2, Nankang Taipei 115, Taiwan, ROC

⁴ Department of Bioresources Engineering, Okinawa National College of Technology, 905 Henoko, Nago, Okinawa 905-2192, Japan

* Corresponding author: M. Hirose
E-mail: mhirose@zenno.jp

Communicated by Hiroya Yamano (Editor-in-Chief)